

Univerzita Karlova v Praze

Přírodovědecká fakulta

Studijní program: Biologie

Studijní obor: Biologie



Daniela Roreitnerová

Vokalizace kanců prasat a jejich potenciální role v pohlavním výběru

Boar vocalizations and their potential role in sexual selection

Bakalářská práce

Školitel RNDr. Mgr. Pavel Linhart, Ph.D.

Praha, 2016

Prohlášení:

Prohlašuji, že jsem závěrečnou práci zpracovala samostatně a že jsem uvedla všechny použité informační zdroje a literaturu. Tato práce ani její podstatná část nebyla předložena k získání jiného nebo stejného akademického titulu.

V Praze, 13. 5. 2016

Podpis:

Poděkování

Děkuji svému školiteli Pavlu Linhartovi za důležité připomínky, doporučení a podporu po celou dobu práce. Zároveň bych chtěla poděkovat všem, kteří mi nabídli svou pomoc a podporu při dokončování práce.

Abstrakt

Cílem této rešerše je shromáždění dosavadních poznatků o vokalizaci kanců a její potenciální roli v pohlavním výběru. Hrstka studií převážně ze 70. a 80. let minulého století naznačuje, že by tzv. píseň lásky (chant de-coeur), kterou samci během námluv vydávají, mohla fungovat jako stimulant páření. Nenašla jsem však žádné důkazy o tom, že by kanci významně používali hlasy během soubojů. Většina publikovaných prací se zabývala hlasy prasat v jiném kontextu. Abych tedy mohla lépe zhodnotit, zda hlasy kanců mohou hrát roli v pohlavním výběru, musela jsem se zaměřit i na studie u příbuzných sudokopytníků. U nich byl zaznamenán vliv hlasů na sexuální chování samic i na kompetici mezi samci. Ze srovnání vyplývá, že by se vokalizace kanců mohla uplatňovat spíše při komunikaci na kratší vzdálenosti a jejich potenciální role v pohlavním výběru není zřejmě tak velká jako například u jelenů. Zároveň byla podpořena možnost stimulačního vlivu během páření, protože tato funkce byla potvrzena i u několika dalších druhů napříč sudokopytníky. Pro bližší porozumění hlasům kanců bude ale třeba dalších studií, které by mohly být využity například v chovech prasat pro lepší účinnost umělého oplodnění prasnic.

Klíčová slova: divoké prase, vokalizace, komunikace, pohlavní výběr, reprodukce, bioakustika

Abstract

The aim of this research was to gather existing knowledge about vocalizations of boars and their potential role in sexual selection. Few studies mainly from the 70s and 80s of the last century suggest that the so-called love song, emitted by males during courtship, could act as a stimulant that triggers mating. However, I did not find any evidence that boars significantly use calls in fights. Most studies deal with pig vocalization in a different context. For this reason, I tried to look at the studies of pig relatives – even-toed ungulates – to better evaluate the potential role of boar vocalizations in sexual selection. In their case, the influence of the calls on the sexual behavior of females and competing males was reported. It is possible to conclude that the role of boar vocalization is probably not that important as in red deers, for example, because boars use calls in short range communication. On the other hand, stimulatory effect on females was found in other species too. Further studies are needed to understand possible function of boar vocalizations that could be used for example in pig breeding to improve the effectiveness of artificial insemination of sows.

Key words: boar, wild pig, vocalization, communication, sexual behaviour, sexual selection, reproduction

Obsah

1	Úvod	1
2	Prase divoké (<i>Sus scrofa</i>).....	3
2.1	Vokalizace prasat.....	4
2.2	Role vokalizací kanců v pohlavním výběru.....	8
3	Role vokalizací samců sudokopytníků (Artiodactyla) v pohlavním výběru ...	10
4	Závěr	15
5	Zdroje	18

1 Úvod

Snaha porozumět řeči zvířat byla mezi lidmi zřejmě odjakživa. Je zajímavé, že přestože se člověku podařilo přetvořit tvář celé planety, komunikační bariéra mezi námi a ostatními obyvateli zeměkoule stále nebyla překonána. Tato práce je rešerše studií zabývajících se akustickou komunikací kanců a její možnou souvislostí s pohlavním výběrem. Komunikační signály hrají v pohlavním výběru důležitou roli, obvykle s dvojí funkcí. Zaprvé je jejich cílem upoutat pozornost opačného pohlaví a zadruhé mají zastrašit případné konkurenty (Ewer 1968). V tom má akustická komunikace oproti komunikaci vizuální nebo olfaktorické několik výhod.

Zvuk se například nese na vzdálenost i několika kilometrů. Běžně tak pomocí infrazvuku komunikují například sloní stáda (McComb et al. 2003). Navíc je vnímán i v nepřehledném terénu lesních porostů, lidmi zastavěných plochách nebo v noci, kdy je zrak pro orientaci nedostatečný. Další výhodou akustické komunikace je fakt, že posluchač relativně snadno najde směr, odkud signál přichází, a není potřeba čekat, než si příjemce vysílajícího všimne. Zároveň je zpráva předána obvykle více jedincům najednou. Tyto vlastnosti jsou skvělým předpokladem pro to, aby byla hlasová komunikace v pohlavním výběru využita a to jak při vyhledávání partnerů, tak při kompetici o ně.

Předpokladem ale musí být, že příjemce z hlasu dokáže potřebné informace o vysílajícím jedinci vyčíst. Jedním z klíčových parametrů, který ovlivňuje samičí preference i výsledek souboje je například velikost těla (Wagner 1998; Charlton et al. 2007; Reby et al. 2005). Ta současně ovlivňuje i výšku hlasu (Fletcher 2004), takže ostatní mohou hlasy vysílajícího použít pro odhad jeho velikosti. U zvířat s neukončeným růstem se zároveň dá velikost těla, a tím pádem i výška hlasu, použít pro přibližné určení stáří jedince (Howard & Young 1998). V hlase se dále může odrážet kondice, jelikož některé projevy mohou být náročné na produkci nebo způsobují vysílajícímu určitý handicap. Například pokud ptačí

samec dlouho zpívá, je snadnějším cílem pro predátory, případně zpěvem ztrácí čas, který by mohl využít pro shánění potravy, nebo odpočinek (Gil & Gahr 2002).

Typickým příkladem akustického signálu, který hraje roli v pohlavním výběru, je troubení jelenů v říji. Během ní dochází mezi samci k hlasovým soubojům, které jsou velmi náročné na hrudní svalstvo. Samci během říje jí jen velmi málo, a postupně tak ztrácí až 20 % tělesné hmotnosti (Clutton-Brock & Albon 1979). K fyzickým soubojům dochází, pouze pokud o vítězi nerozhodne troubení, ani další rituální fáze souboje - tzv. paralelní chůze.

Některé signály ale ani nemusí být produkčně náročné, přesto se díky jasně daným pravidlům zvířata na jejich základě mohou rozhodnout, zda do souboje půjdou. Jedná se o tzv. konvenční signály, které respektují jasně daná pravidla a jsou jakýmsi rituálem. Vysílající dává předem známými způsoby najevo svou sílu a odhodlání a porovnává se tak s okolím. Pokud ale daná pravidla poruší, hrozí vyprovokování soupeře a potrestání (Hurd & Enquist 2005).

Z výše uvedených příkladů je patrné, jak důležitou roli mohou hlasy v pohlavním výběru hrát. V knihách o etologii domestikovaných zvířat lze nalézt zmínky o hlasech během říje prasat. Většinou jsou ale velmi útržkovité a bez dalších odkazů k doplňujícím informacím. Vyplývá tudíž otázka, zda-li vůbec, a případně jakým způsobem, mohou hlasy kanců hrát roli v partnerském výběru. Cílem této práce bude 1) najít literaturu, která se vokalizací kanců v souvislosti s pohlavním výběrem zabývá a 2) na základě studií u ostatních kopytníků zkusit odhadnout, jestli hlasy kanců mohou fungovat jako indikátor kvalit (jak je tomu u řady dalších druhů), případně nakolik jsou nebo mohou být využívány pro výběr partnera a v soubojích mezi samci. Druhý cíl byl stanoven až v průběhu práce v důsledku velmi omezeného počtu studií u prasat.

2 Prase divoké (*Sus scrofa*)

Prase divoké (*Sus scrofa*) je řazeno mezi sudokopytníky (Artiodactyla) a přirozeně se vyskytuje v Evropě, Africe a Asii. Na další kontinenty, mimo Antarktidu, bylo introdukováno (Scandura et al. 2011). Patří mezi všežravce s převážně noční aktivitou. Tomu odpovídá i dobře vyvinutý čich a sluch, zrak je slabý. Váha dospělců se pohybuje mezi padesáti a dvěma sty kilogramy, dožívá se až dvaceti let. Žije ve skupinách vedených nejstarší bachyní o velikosti přibližně třiceti členů s dvěma až šesti dospělými samicemi, kde jsou ale samci starší jeden a půl roku bachyní odehnáni a žijí dále samotářsky. Ke skupině se připojují až v době páření (tzv. chrutí), které probíhá od listopadu do ledna (Jensen 2002; Graves 1984).

Při studiu divokých prasat se někdy využívá příkrmování během dne, čímž se tlupa postupně převede na denní režim, což usnadňuje pozorování (Meynhardt 1983). Většina studií na prasatech je přesto prováděna na domestikované formě prasete (*Sus scrofa f. domestica*), která se vyvíjí samostatně už více jak deset tisíc let. Domestikovalo se v Evropě a v Asii, čímž vznikly dvě různé formy prasat (Fradrich 1974). Ty se liší především velikostí klů, což se odráží i na rozdílném průběhu soubojů mezi samci. V chovech je práce s prasaty samozřejmě snazší, lépe kontrolovatelná a plánovatelná. Otázkou ale je, nakolik se domestikovaná forma od té divoké liší a zda je možné výsledky těchto studií zohledňovat při studiu prasat divokých.

Při studiu pohlavního výběru může hrát roli umělé sestavení skupiny, kdy se od divokých prasat liší poměrné zastoupení pohlaví ve skupině a vedoucí postavení často zaujímají místo nejstarších bachyň kanci (Robert et al. 1987). Zároveň domestikovaná prasata dospívají dříve (v sedmi měsících oproti jednomu a půl roku u divokých forem) a díky celoročnímu dostatku potravy samice pravidelně zabřezávají vícekrát do roka (Jensen 2002; Price 1999).

Co se týče vzhledu, můžeme i u prasat pozorovat typické známky domestikace jako světlejší barvu, juvenilní vzhled či redukci a změnu chrupu (Zeder et al. 2006). V komunikaci domestikovaných zvířat jsou známy případy odlišností od divokých forem. Jedním je například pes (*Canis familiaris*), který štěká výrazně častěji než jeho divoký příbuzný vlk (*Canis lupus*) (Yin 2002). Nedávné studie naznačují, že se repertoár zvuků a jejich využití u prasat divoké a domestikované formy částečně proměnil (Tallet et al. 2013; Garcia et al. 2016), změna ale zřejmě není tak výrazná jako u psů. Co se týče kognitivních schopností prasat, ty oproti některým jiným domestikovaným druhům tolik dotčené domestikací nejsou (Albiach-Serrano et al. 2012).

Můžeme tedy předpokládat, že kvůli snahám o zvýšenou produkci nebude u domestikovaných prasat věnován takový prostor pro pohlavní výběr a chování s ním spojené. Zdá se ale, že vnímání domestikovaných prasat neprošlo tak výraznou změnou, která by nám znemožňovala využít výsledky studií od domestikovaných forem pro výzkumy u forem divokých. Je třeba ale takové výsledky pečlivě diskutovat a ideálně podpořit dalšími výzkumy.

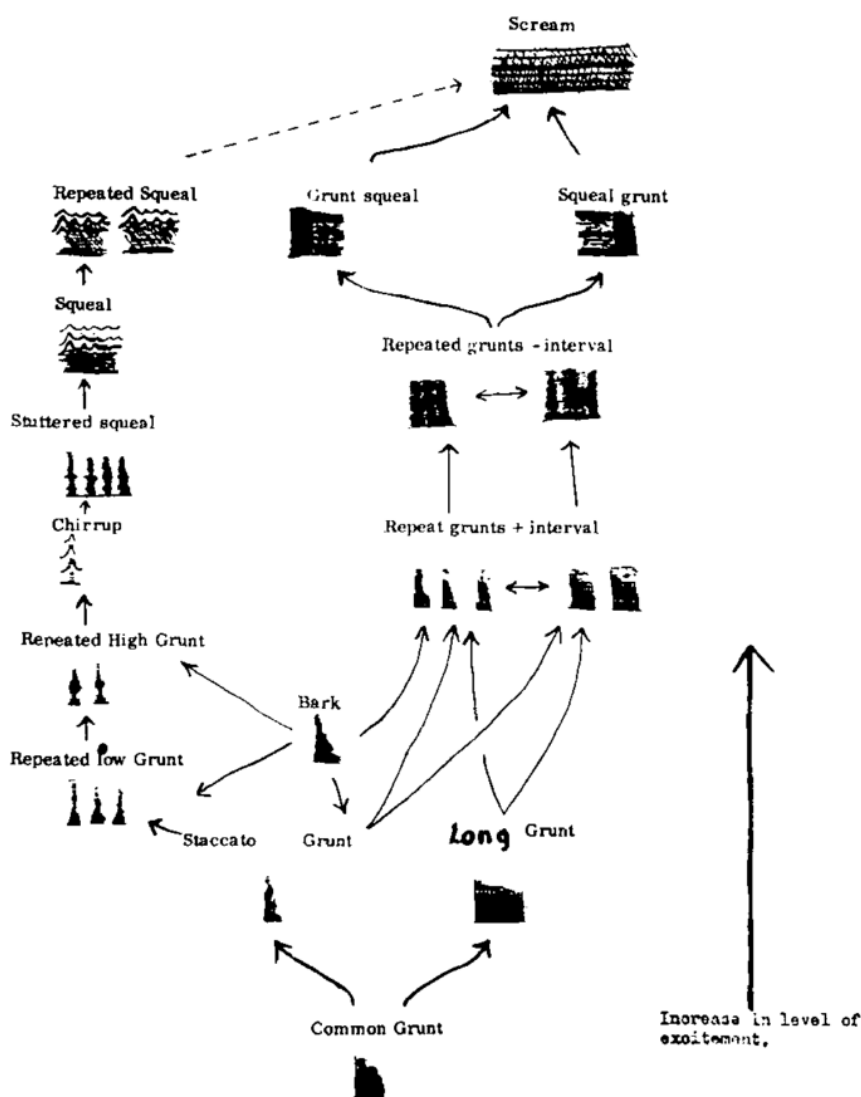
2.1 Vokalizace prasat

Prasata jsou hojně vokalizující zvířata žijící ve skupinách čítající desítky členů. Díky členům. Díky jejich početnosti se dá předpokládat i relativně velká komplexita hlasů (Freeberg et al. 2012). Hlasovým repertoárem divokých i domestikovaných prasat se prasat se zabývalo již několik prací. Postupně se počet rozeznávaných hlasů redukuje od čtrnácti, redukuje od čtrnácti, které jsou popisovány v první práci ze 70. let minulého století (Kiley 1972), století (Kiley 1972), až po čtyři v práci letošní (Garcia et al. 2016). Důvodem neshod je neshod je pravděpodobně existence neostrých přechodů mezi jednotlivými typy hlasů. Kileyová hlasů. Kileyová (1972) například hodnotí provázanost hlasů pomocí míry vzrušení (viz

vzrušení (viz

obr. 1). Základním hlasem je v její práci tzv. common grunt, který zvířata vydávají při běžných činnostech. Při jakékoliv odchylce od normálního stavu (hlad, strach, vzrušení) se hlas mění. K obdobnému dochází i Tallet et al. (2013),

kteří rozeznávají dvě až pět kategorií hlasů, jejichž zastoupení se mění v závislosti na valenci (příjemnosti / nepříjemnosti) situace.



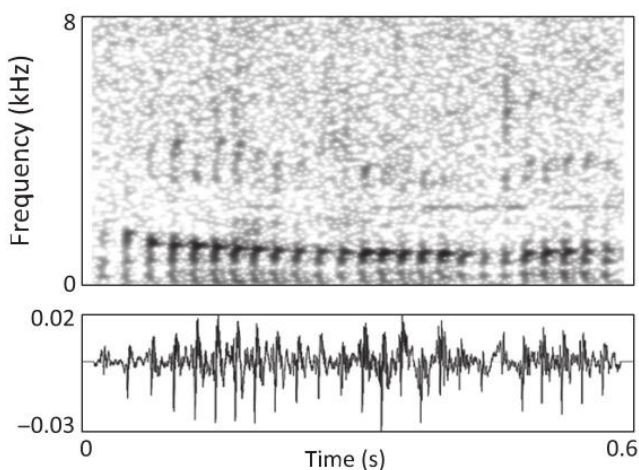
obr. 1: Změna hlasu prasat vlivem míry vzrušení (Kiley 1972)

V současných pracích, které se zabývají hlasovým repertoárem zvířat, jsou jednotlivé hlasy rozlišovány na základě detailních měření spektrálních a temporálních charakteristik hlasů, přičemž každá z prací operuje s trochu jinou sadou parametrů. Nejnovější výzkumy se spíše než subjektivní rozčlenění hlasů do kategorií snaží využívat jasně měřitelné, statisticky zpracovatelné metody pro co nejobektivnější výsledky. Zároveň se jednotlivé zvuky popisují z hlediska kontextu (situace), při kterém jsou vydávány (Tallet et al. 2013). V této práci

se opírám převážně o výsledky studie Garcia et al. (2016), a to především z důvodu aktuálnosti práce, ale také proto, že jako jedna z mála pracuje s divokými prasaty, nikoli domestikovanou formou. Hlasy jsou zde děleny na čtyři typy:

1) Grunts - chrochtání (viz obr. 2)

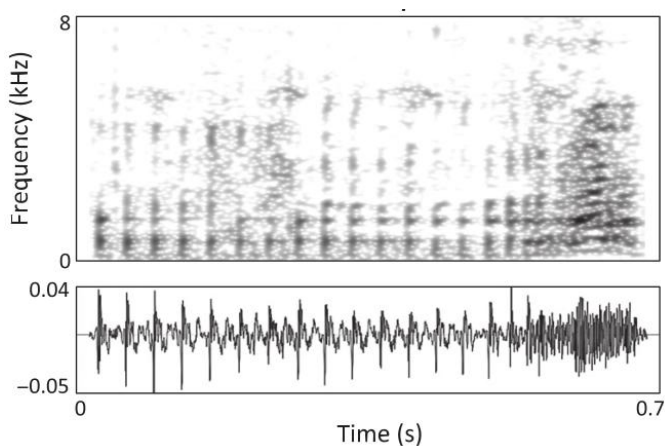
Kileyová (1972) ve své práci rozlišuje čtyři druhy chrochtání (tzv. common, staccato, long, repeated), přičemž mezi některými jsou navíc zohledňovány rozdíly v intervalech a opakováních. Obecně lze tento hlas popsat jako nízkofrekvenční, pulzující, jehož podstatná část frekvenčního spektra se vyskytuje do 100 Hz. Bývá vydáván při setkávání prasat, jako tzv. contact call a patří spolu s kvičením mezi nejčastější hlasy prasat.



obr. 2: Grunt (Garcia et al. 2016)

2) Grunt-squeals (viz obr. 3)

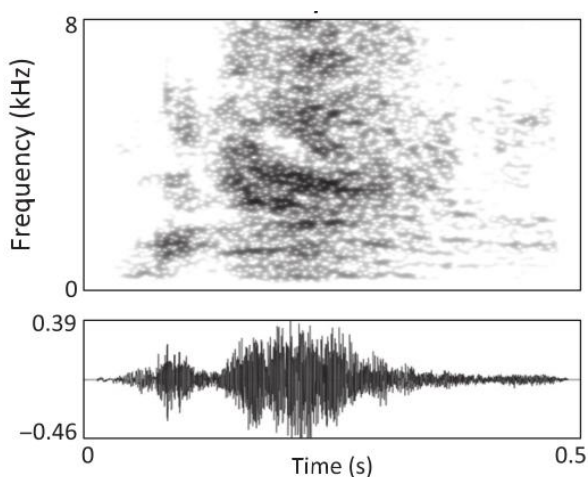
V tomto hlase se mísí charakteristické složky chrochtání (pulzující rytmus) i kvičení (širší frekvenční škála). Hlas se vyskytuje v negativních situacích jako strach, ohrožení, rezignace, které ale nemusí být spojené s bolestí. Zvažuje se proto jejich možné využití při zkoumání spokojenosti zvířat na farmách.



obr. 3: Grunt-squeal (Garcia et al. 2016)

3) Squeals - kvičení (viz obr. 4)

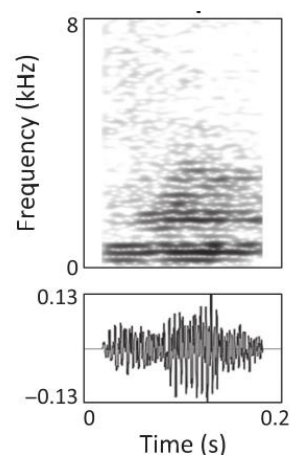
Kvičení zahrnuje širší škálu frekvencí, v celku ale dosahuje vyšších frekvenčních hodnot než chrochtání. Také se zde nevyskytuje pulzující charakter. Podle Kileyové (1972) se v dospělosti (kolem šestého měsíce), mění v křik (v originále nazýváno Scream). Vyskytuje se zejména ve stresujících nebo bolestivých situacích, při izolaci a hladu.



obr. 4: Squeal (Garcia et al. 2016)

4) Trumpets (viz obr. 5)

Tento typ hlasu je popisován jako harmonický, o nízké intenzitě a základní frekvenci pohybující se v rozmezí 200 - 400 Hz. Je zajímavé, že tento typ hlasu není identifikován u prasete domácího (Tallet et al. 2013), což ale může být způsobeno i rozdílným stářím studovaných prasat. Je zde jistá podobnost s chrochtáním, rozdíl ve frekvenci může ukazovat i na přizpůsobení odlišným podmínkám ve volné přírodě. Hlas je využíván jako kontaktní hlas.



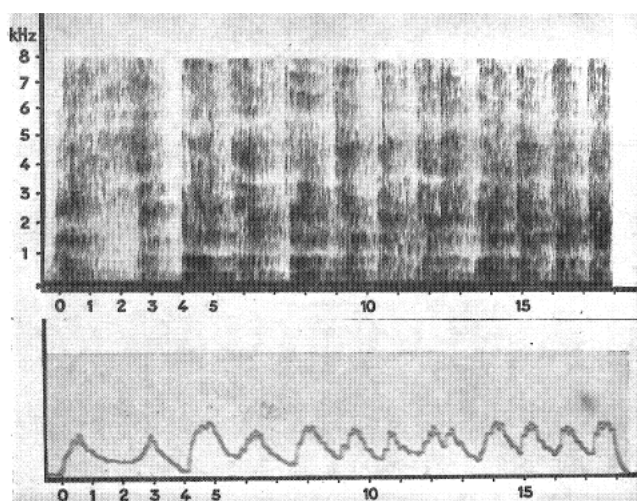
obr. 5: Trumpet (Garcia et al. 2016)

Nahrávání hlasů prasat znesnadňuje noční aktivita zvířat, při které je složitá identifikace jedinců a správná orientace nahrávací aparatury. Navíc studie, které se v počátcích vokalizací prasat zabývaly, vyhodnocovaly sonogramy často pouze vizuálně, bez možnosti proměření počítačovým programem. Záznam nebyl tak kvalitní, jako získáme nyní, a zároveň už známe propracovanější statistické postupy, které nám mohou odhalit bližší souvislosti.

2.2 Role vokalizací kanců v pohlavním výběru

Kvůli samotářskému způsobu života je studium vokalizace kanců ve volné přírodě komplikované. Hlas samců byl nejčastěji popisován v době říje, kdy se samec připojuje ke skupině bachyň se selaty. Během námluv samec vytrvale následuje samici, stimuluje ji rypákem postrkáváním do boku nebo opakovaným pokládáním hlavy na záda. Zároveň produkuje množství zpěněných slin a močí (Jensen 2002; Meynhardt 1983). Práce Hemswortha et al. (1978) ukazuje, že stimulace samic kancem během námluv ovlivňuje úspěšnost zabřeznutí samic. I samice hraje během námluv aktivní roli a předchází si samce v období kolem ovulace. Většinou je to den předcházející poslednímu receptivnímu dni samice. Zřejmě tak samice chtějí využít doby, kdy je nejvyšší šance na oplodnění pro úspěšné spáření. Samci se oproti tomu páří se samicemi i mimo estrus (de Jonge et al. 1994). Během páření je patrný vztah mezi dominancí samců a počtem kopulací u jednotlivých jedinců (Kongsted & Hermansen 2008). Dominantnější samci se páří častěji a jsou méně vyrušováni podřazenými samci.

Kanec při pronásledování samice neustále vydává tzv. staccato grunts, někdy přezdívané jako „píseň lásky“, v originále chant de-coeur (viz obr. 6) (Signoret et al. 1960). Tento zpěv se z výše popsaných hlasů nejvíce podobá chrochtání, v práci Kileyové (1972) především tzv. repeated staccato grunts.



obr. 6: Chant de-coeur (Signoret et al. 1960)

Skládá se z krátkých zvuků o pravidelném rytmu 6 - 8 gruntů/s, které jsou v sériích od dvou do dvaceti sekund odděleny pauzou, kdy se kanec nadechuje (Signoret et al. 1960).

Pokud je samice v říji a dovolí samci se s ní spářit, po nějaké době stimulace samcem znehybní, aby na ni samec mohl zezadu vlézt a předními nohama se zachytit za boky samice (tzv. mounting). Tento reflex nehybnosti je významným znakem říje a je využíván i v chovech pro zjištění receptivity samic. Dá se vyvolat tlakem na boky, jehož účinnost sama o sobě je ale pouze u 43 až 46 % prasnic. Pokud se zároveň při stlačení boků přehrávala nahrávka kančího hlasu, účinnost se zvýšila na 71 %. Hlas kanců také sám o sobě samice přitahuje (tzv. fonotaxe) (Signoret et al. 1960).

Ve studii Hughes et al. (1985), kde byly samicím při námluvách mladými samci prezentovány nahrávky a pachy kanců, byla zaznamenána zvýšená sexuální aktivita samic v reakci jak na nahrávky, tak na pachy. Dále se například ukázalo, že samice přicházející do kontaktu s kancem dříve pohlavně dospívají, ale v tomto případě se mezi pachovými a zvukovými stimuly nerozlišovalo (Brooks & Cole 1970).

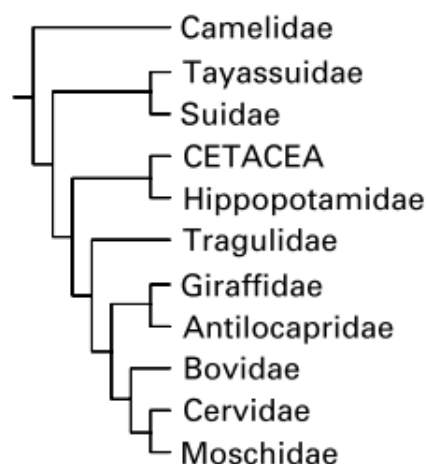
Práce Signoreta et al. (1960) a Hughes et al. (1985) naznačují, že hlas kanců je pro samice důležitý. Bohužel další podobné práce, které by se zabývaly souvislostí mezi hlasy kanců a pohlavním výběrem, se mi nalézt nepodařilo. Studie, ve kterých se hlasy kanců zmiňují, se zabývají jinými tématy a obvykle kance od ostatních prasat nevyčleňují. Vokalizace prasat bývá studována ve spojitosti se spokojeností zvířat v chovech (Manteuffel et al. 2004), během stresu (von Borell et al. 2009; Puppe et al. 2005) a v komunikaci samice s jejími mláďaty (Illmann et al. 2001). Proto jsem se rozhodla podívat se na téma z širšího hlediska a pokusila se odhadnout potenciální možnost uplatnění hlasů kanců v pohlavním výběru na základě poznatků získaných studiem příbuzných skupin – sudokopytníků. Do přehledu jsem nezařadila kytovce, s kterými se pojí velmi rozsáhlá literatura překračující rámec této bakalářské práce.

3 Role vokalizací samců sudokopytníků (Artiodactyla)

v pohlavním výběru

Jelikož jsem u prasat nenašla dostatek relevantních studií, musela jsem pozornost obrátit k příbuzným taxonům (viz obr. 7). U sudokopytníků (Artiodactyla) jsou z hlediska pohlavního výběru nejlépe prozkoumány hlasy jelenů. Je tomu tak zřejmě proto, že jejich vokalizace je výrazná a provázena mnoha rituály, které si vysloužily pozornost lidí. Přestože každý druh disponuje jiným repertoárem hlasů, díky stejným zákonitostem hlasové produkce (Fant 1960) je možné druhy mezi sebou srovnávat. Tato část práce se dále pokusí výsledky studií

zaměřených na funkci hlasů v pohlavním výběru u ostatních kopytníků mezi sebou porovnat a najít obecnější pravidla aplikovatelná při výzkumu prasat.



obr. 7: Fylogeneze sudokopytníků vč. velryb (Cetartiodactyla) (Price 2005)

Jak už bylo zmíněno v úvodu, výběr partnera je velmi důležitou součástí života každého pohlavně se rozmnožujícího živočicha. Jeho cílem je zaprvé najít partnera stejného druhu, se kterým vůbec bude možné potomky zplodit. Zadruhé je to snaha najít takového partnera, který vykazuje vysokou zdatnost, jež zaručí i potomkům vyšší šance na přežití, a tím i přenos genetické informace do dalších generací. Samotný proces má ale také funkci stimulační, kdy se pomalu odbourává agresivita a dochází k synchronizaci hormonálních cyklů (Walther 1974). Součástí celého procesu výběru partnera je často kompetice o partnery, která může zahrnovat více či méně ritualizované souboje.

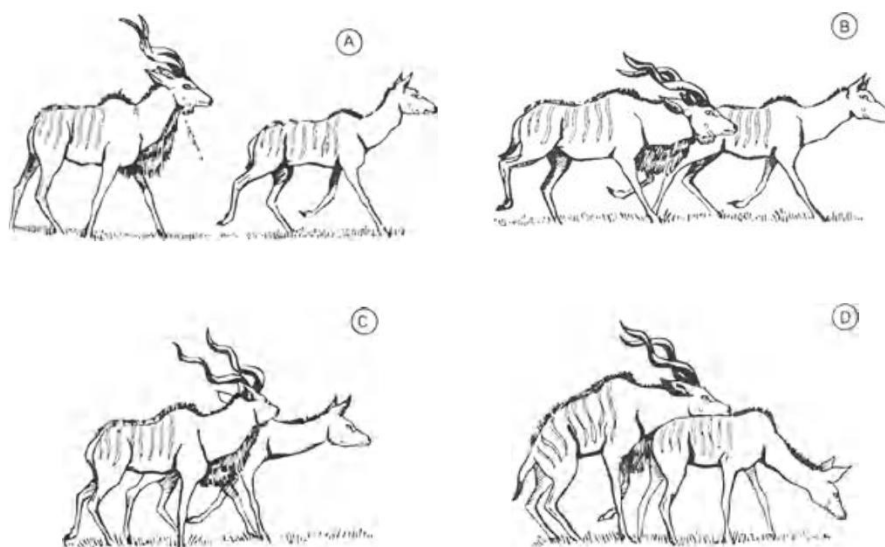
Souboje samců kopytníků během říje obvykle sestávají z několika částí, které gradují až do případného fyzického útoku. Například u jelenů souboje začínají troubením. Samci se při troubení střídají, případně se jejich hlasy

překrývají a podle různých parametrů hlasů vyhodnocují sílu soka. Už tato část může souboj ukončit, a poražený jedinec odchází. Pokud se tak nestane, následuje tzv. paralelní chůze, při které jdou samci vedle sebe a občas skloní hlavu, otočí se paroží k sobě a chvíli se přetlačují, pak pokračují dál (Jennings et al. 2003; Clutton-Brock & Albon 1979). I zde se můžou buďto rozejít, výherce většinou následuje poraženého až ven z okupovaného teritoria, nebo samci přechází do samotného souboje. Vzhledem k tomu, k jak malému počtu soubojů dochází, je zřejmé, že rituály, a tedy i vokalizace mezi samci, mají významnou roli při poměrování sil (kompetičního potenciálu) soupeřů (Clutton-Brock et al. 1979). U bizonů (*Bison bison*) však bylo pozorováno, že dominantnější samci vydávali tišší hlasy (Wyman et al. 2008). Autoři studie nabízí jako možné vysvětlení, že samec spoléhá na převahu čitelnou už z parametrů jeho hlasu.

Některé prvky vyskytující se během soubojů samců jsou přeneseny i do ritualizovaných námluv mezi samci a samicemi. Ačkoliv v tomto případě je jedním z důležitých cílů rituálu překonání strachu a nedůvěry mezi samcem a samicí navzájem. Samec musí přimět samici, aby k ní mohl přistoupit. Samice dává pozor, aby nebyla samcem napadena. Zřejmě proto se rituály pohlavního výběru skládají z prvků velmi podobných zastrašujícím pózám samců, které používají během soubojů a na straně samic zase submisivních pozic. Námluvy u rohatých kopytníků jsou zřejmě z důvodu hrozícího většího zranění více ritualizovány, než jak je tomu u bezrohých kopytníků (Walther 1974).

Samci velbloudovitých (Camelidae), zde uváděni jako zástupci bezrohých kopytníků, se během souboje snaží udeřit protivníka svým svalnatým krkem, časté je také kousání do nohou, přetlačování těly, případně i kopání. Námluvy u nich netrvají příliš dlouho. Na jejich konci velbloudí samci zezadu stlačí samici na kolena, obdobně jako při soubojích. Páření u velbloudovitých probíhá na zemi (Vaughan & Tibary 2006; Novoa 1970). Během kopulace samec neustále vokalizuje (tzv. orgling), zatímco samice leží tiše (Brown 2000). Není ale jasné, jakou funkci má. U lam by podobný hlas mohl hrát roli v navození ovulace u samic (Bravo 1994).

U rohatých kopytníků se dá průběh námluv zobecnit do několika kroků (viz obr. 8). Prvním z nich je zvykání si samice na přítomnost samce. Samec postupně zmenšuje vzdálenost od samice, neustále ji následuje a z moči se snaží vyčíst, jestli je samice připravena se pářit. Jakmile ho samice nechá přijít až k sobě, samec se drží v její těsné blízkosti. Často samec hlavou strká do boku samice, nebo hlavu pokládá na její krk. Samotnému páření pak většinou předchází ujištění samce samicí, že je na kopulaci připravena. To může vypadat tak, že samec dá hlavu na tělo samice, nebo je popisován tzv. Laufs Schlag, kdy samec přední nohou poklepe mezi zadníma nohama samice (viz obr. 9). Pokud po těchto signálech zůstane samice stát, dochází ke kopulaci (Ewer 1968). Stejně tak jako u výše zmíněných lam, i u jelenů byl studován vliv vokalizace samců na ovulační cyklus samic (McComb 1987). Samci jelenů tak troubí i v případě, že není v blízkosti žádný další samec. Navíc intenzita vokalizace vzrůstá ve chvíli, kdy se k harému připojuje nová samice.



obr. 8: Kudu (*Tragelaphus strepsiceros*): námluvy a) následování samice samcem b) společná chůze c) samec pokládá hlavu na krk samice d) tzv. mounting pozice, samec tiskne hlavu na samicí tělo (Ethology of Mammals 1968)

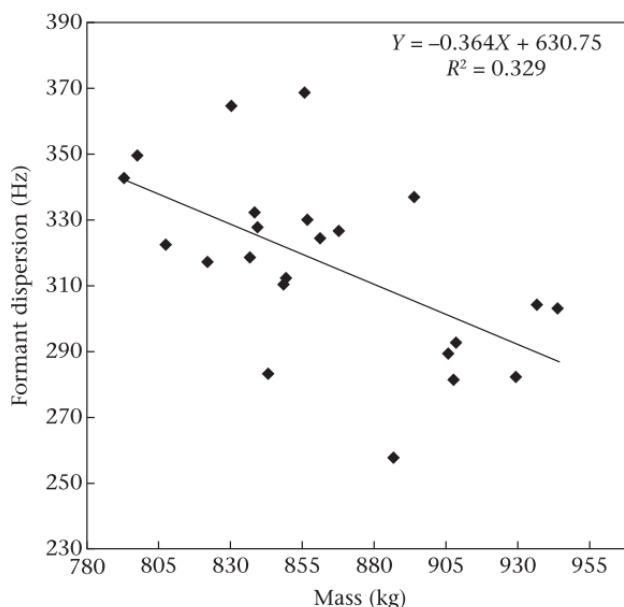


obr. 9: Uganda kob (*Adenota kob*): námluvy a) tzv. Laufschlag b) kopulační pozice (Ethology of Mammals 1968)

Z hlasu se dá o vysílajícím vyčíst mnoho informací, které mohou zvířata zohlednit ať už během souboje, nebo při výběru partnera. Hlas kopytníků se v průběhu dospívání vyvíjí. Hlasy mláďat jsou vyšší, kratší a více modulované. Zároveň se v nich projevuje vliv pohlaví, kdy samice mají hlasy vyšší než samci a ve fundamentální frekvenci (F_0) stabilnější (Briefer & McElligott 2011). Dalším z vlivů, který se v hlasech může projevit, je množství hormonů, u samců především androgenů. Ty se v hlase projevují snížením fundamentální frekvence (především díky vlivu androgenů na růst hlasivek) (Beckford et al. 1985). Vyšší hodnota testosteronu zároveň předznamenává dominantnější samce (Wyman et al. 2012), které samice preferují (Clutton-Brock & McAuliffe 2009). Zdá se ale, že F_0 nesignalizuje hladinu androgenů univerzálně. V některých případech může ukazovat spíše na momentální motivaci a kondici vysílajícího (Garcia et al. 2013; Reby & McComb 2003). Mimo velikosti hlasivek se v ní totiž také může odrážet tlak vzduchu na hlasivky, který je pozitivně ovlivněn silou vysílajícího, a má na frekvenci opačný efekt (Garcia et al. 2013). Úspěšnější samci pak mají vyšší hlasy (Reby et al. 2010).

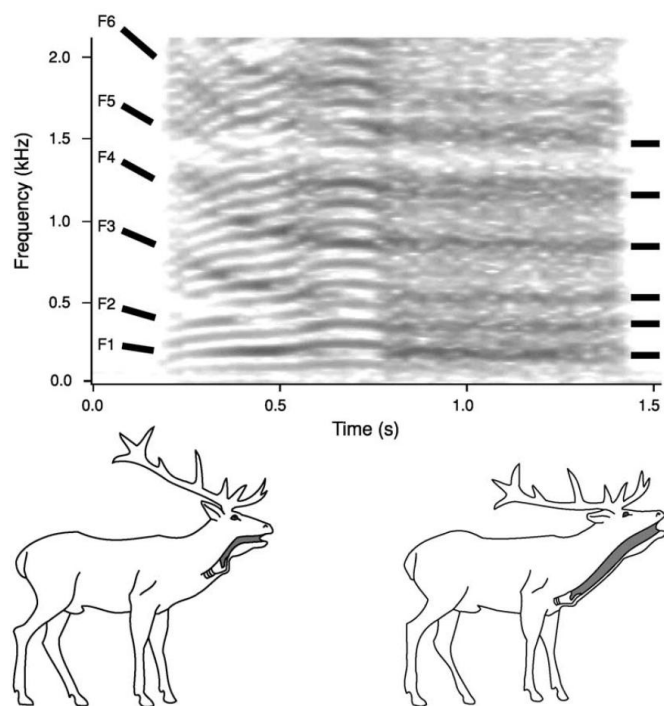
Stejně tak tempo hlasu zřejmě lépe reflektuje motivaci soupeřit, než aby odráželo přímo kvalitu samce. I tak ale roli v soubojích a při výběru partnera tento parametr hraje. Zdá se například, že samec volí tempo podle předchozího odhadu síly protivníka (Jennings et al. 2012). Samice pozitivně reagují na rychlejší tempo, nebo ještě lépe na samce, který vokalizaci během soupeření započal (McComb 1991).

Nejdůležitějším a nejuniverzálnějším znakem ve vokalizaci samců sudokopytníků, který souvisí s pohlavním výběrem, se zdá být rozložení formantů. Jde o frekvenční pásy, které jsou oproti ostatním částem spektra zesílené vlivem rezonančních vlastností vokálního aparátu (Fitch 2000). Oproti fundamentální frekvenci lépe korelují s velikostí těla (viz obr. 10), a slouží tak jako důležitý ukazatel kompetiční kvality (Taylor & Reby 2010). Reby a McComb (2003) na jelenech a Wyman et al. (2012) na bizonech dokládají i závislost mezi rozložením formantů a množstvím páření samců.



obr. 10: Závislost mezi rozložením formantů (Hz) samce bizona (*Bison bison*) a jeho hmotností (kg) (Wyman 2012)

Formanty jsou důležité jak pro samice při výběru partnera (Charlton et al. 2007), tak pro ostatní samce při porovnávání síly během soubojů (Reby et al. 2005). Pro dosažení nejhlubšího možného hlasu samci při troubení zvedají hlavu, čímž se snaží maximálně prodloužit larynx (viz (Reby & McComb 2003). Výrazný dimorfismus a specializace v podobě prodloužení vokálního traktu, který je přítomný u jelena, byla také popsána například u samců gazely stredoasijské (*Procapra gutturosa*) (Frey & Gebler 2003; Frey & Riede 2003). Je zajímavé, že se postoj se zdviženou hlavou a protaženým krkem, který nemusí být doprovázený hlasovým projevem, objevuje i u dalších kopytníků jako výhružný znak během soubojů samců a jako jeden z ritualizovaných postojů pro zaujmutí samice (Walther 1974).



obr. 11: vrchní - spektrogram hlasu jelena ukazující na pokles frekvence formantů; spodní - ilustrace prodloužení laryngu (Reby a McComb 2003)

4 Závěr

Při snaze najít souvislost mezi hlasy kanců a samičím výběrem partnera jsem narazila pouze na dvě relevantní práce, a to studii Signoreta et al. (1960), která jako první popisuje hlasy kanců a jejich vliv na receptivitu samic, druhá z prací (Hughes et al. 1985) zkoumá vliv hlasů kanců a jejich pachů, které zvyšují sexuální chování samic během páření. Vliv hlasu samců na receptivitu samic je dále popsán u druhů bazálních i odvozených skupin kopytníků - u jelenů a velbloudovitých (Bravo 1994; McComb 1987) z čehož vyplývá, že by stimulační funkce mohla být charakteristická pro sudokopytníky obecně. Pokud by se tento vliv hlasu kanců na prasnice při dalším studiu potvrdil a mechanismus jeho působení byl lépe pochopen, mohla by být vokalizace kanců a její modifikované varianty využita v chovech například pro větší účinnost během umělého oplodňování samic a zjišťování estru.

Nejdůležitějším parametrem hlasu samců sudokopytníků, který je významný jak pro samice během výběru partnera, tak pro samce při vzájemných

soubojích, se zdají být formanty. Jejich vliv během pohlavního výběru byl zkoumán hlavně na jelenech, ale výsledky studií zabývající se například bizony došly ke stejným závěrům (Wyman et al. 2012; Reby & McComb 2003; Reby et al. 2005). Jelikož jsou navíc formanty čitelné u všech typů hlasů v repertoáru prasat, očekávám, že i zde budou významným ukazatelem kompetiční kvality. V první řadě by ale bylo třeba provést korelační studii, která by vztah mezi velikostí prasat a rozložením formantů potvrdila. To, zda samice reagují na různé zastoupení formantů, by se dalo dále studovat například díky reflexu znehybnění, který samice vykazují před kopulací po stlačení boků. Studium vokalizace při soubojích mezi samci už bude problematičtější, jelikož prasata zřejmě nevyužívají hlasy pro komunikaci na dálku, jako je tomu u jelenů. Výhodou sice je chování kanců v chovech, ale neví se, jestli a jak na hlasy ostatních kanců reagují.

Tempo hlasu se oproti tomu zdá být ukazatelem především motivace a kondice samce. Samice hodnotí vyšší tempo pozitivně. Z vokalizace prasat se tento parametr nejvíce projevuje v chrochtání, které naopak postrádá tonalitu hlasu. Ve „staccato grunts“ během námluv by mohla být navíc podstatná i délka pauzy, kterou kanec potřebuje na nádechy, jako jeden z ukazatelů kondice samce. Opět se nabízí možnost prozkoumat možnou souvislost mezi tempem chrochtání, případně délkou sérií gruntů, s kvalitami samce a reakce samic na různě modifikované hlasy.

Parametr, jehož význam se u různých druhů liší je fundamentální frekvence (F_0). Ta totiž může být ovlivněna několika protichůdnými parametry (velikost hlasivek ovlivněná například hladinou testosteronu F_0 snižuje, zatímco tlak vzduchu na hlasivky ovlivněný silou hrudního svalstva naopak frekvenci zvyšuje). Z nahrávek hlasů prasat se nezdá, že by byl na fundamentální frekvenci kladen zřetel. U nejčastějších typů hlasů (gruntů a squealů) není nijak zvlášť výrazná.

Vzhledem k nepříliš výrazné vokalizaci kanců, ve srovnání např. s jeleny, nepředpokládám, že by hlasy mohly fungovat pro signalizaci na delší vzdálenosti,

a hrát tak roli zejména v úvodních fázích namlouvacích nebo bojových rituálů. Ke komunikaci na krátké vzdálenosti se zdá být ideální hlas „trumpet“, který byl ale bohužel popsán až v letošní práci Garcia et al. (2016) a není proto zcela jasné, ve kterých situacích a jak se tento hlas uplatňuje. Na jeho důležitost usuzuji z toho, že na sonogramu jsou u něj jasně zřetelné formanty, které hrají při pohlavním výběru zřejmě významnou roli. Formanty jsou sice patrné i během kvičení, které je navíc hlasitější, ale tento hlas se nejčastěji objevuje za negativních situací jako je strach, obrana, hlad. Proto jeho uplatnění při výběru partnera neočekávám.

Celkově se dá usuzovat, že hlas u prasat nehraje v pohlavním výběru tak výraznou roli jako u některých jiných kopytníků. Nicméně výrazná reakce samic na playback hlasu samců by mohla být vhodným nástrojem na testování některých aspektů funkcí hlasu v pohlavním výběru.

5 Zdroje

- Albiach-Serrano, A. et al., 2012. The effect of domestication and ontogeny in swine cognition (*Sus scrofa scrofa* a *S. s. domestica*). *Appl. Anim. Behav. Sci.*, 141(1-2), pp.25–35.
- Beckford, N. et al., 1985. Androgen stimulation and laryngeal development. *Ann. Otol. Rhinol. Laryngol.*, 94(6 (Pt 1)), pp.634–640.
- von Borell, E. et al., 2009. Vocal-type classification as a tool to identify stress in piglets under on-farm conditions. *Anim. Welf.*, 18(4), pp.407–416.
- Bravo, P.W., 1994. Reproductive endocrinology of llamas and alpacas. *Vet. Clin. North Am. Food Anim. Pract.*, 10(2), pp.265–279.
- Briefer, E. & McElligott, A.G., 2011. Indicators of age, body size and sex in goat kid calls revealed using the source-filter theory. *Appl. Anim. Behav. Sci.*, 133(3-4), pp.175–185.
- Brooks, P.H. & Cole, D.J., 1970. The effect of the presence of a boar on the attainment of puberty in gilts. *J. Reprod. Fertil.*, 23(3), pp.435–440.
- Brown, B.W., 2000. A review on reproduction in South American camelids. *Anim. Reprod. Sci.*, 58(3-4), pp.169–195.
- Clutton-Brock, A.T.H. & Albon, S.D., 1979. The roaring of red deer and the evolution of honest advertisement. *Behaviour*, 69(3/4), pp.145–170.
- Clutton-Brock, T. & McAuliffe, K., 2009. Female mate choice in mammals. *Q. Rev. Biol.*, 84(1), pp.3–27.
- Clutton-Brock, T.H. et al., 1979. The logical stag: Adaptive aspects of fighting in red deer (*Cervus elaphus L.*). *Anim. Behav.*, 27(1), pp.211–225.
- Ewer, R.F., 1968. *Ethology of Mammals*, Plenum Press.
- Fant, G., 1960. *Acoustic theory of speech production*, The Hague: Mouton and Co.
- Fitch, W.T., 2000. The evolution of speech: A comparative review. *Trends Cogn. Sci.*, 4(7), pp.258–267.
- Fletcher, N.H., 2004. A simple frequency-scaling rule for animal communication. *J. Acoust. Soc. Am.*, 115(5 (Pt. 1)), pp.2334–2338.

- Fradrich, H., 1974. A comparison of behaviour in the Suidae. In V. Geist & F. R. Walther, eds. *The Behaviour of Ungulates and its relation to management*. pp. 133–143.
- Freeberg, T.M., Dunbar, R.I.M. & Ord, T.J., 2012. Social complexity as a proximate and ultimate factor in communicative complexity. *Philos. Trans. R. Soc. Lond. B. Biol. Sci.*, 367(1597), pp.1785–801.
- Frey, R. & Gebler, A., 2003. The highly specialized vocal tract of the male Mongolian gazelle (*Procapra gutturosa* Pallas, 1777 - Mammalia, Bovidae). *J. Anat.*, 203(5), pp.451–471.
- Frey, R. & Riede, T., 2003. Sexual dimorphism of the larynx of the Mongolian gazelle (*Procapra gutturosa* Pallas, 1777) (Mammalia, Artiodactyla, Bovidae). *Zool. Anz.*, 242(1), pp.33–62.
- Garcia, M. et al., 2013. Do red deer stags (*Cervus elaphus*) use roar fundamental frequency (F0) to assess rivals? *PLoS One*, 8(12), pp.1–7.
- Garcia, M. et al., 2016. Structural Classification of Wild Boar (*Sus scrofa*) Vocalizations. *Ethology*, 122, pp.1–14.
- Gil, D. & Gahr, M., 2002. The honesty of bird song: multiple constraints for multiple traits. *Trends Ecol. Evol.*, 17(3), pp.133–141.
- Graves, H.B., 1984. Behavior and ecology of wild and feral swine (*Sus Scrofa*). *J. Anim. Sci.*, 58(2), pp.482–492.
- Hemsworth, P.H., Beilharz, R.G. & Brown, W.J., 1978. The importance of the courting behaviour of the boar on the success of natural and artificial matings. *Appl. Anim. Ethol.*, 4, pp.341–347.
- Howard, R. & Young, J., 1998. Individual variation in male vocal traits and female mating preferences in *Bufo americanus*. *Anim. Behav.*, 55(5), pp.1165–79.
- Hughes, P.E., Hemsworth, P.H. & Hansen, C., 1985. The effects of supplementary olfactory and auditory stimuli on the stimulus value and mating success of the young boar. *Appl. Anim. Behav. Sci.*, 14, pp.245–252.
- Hurd, P.L. & Enquist, M., 2005. A strategic taxonomy of biological communication. *Anim. Behav.*, 70(5), pp.1155–1170.

- Charlton, B.D., Reby, D. & McComb, K., 2007. Female perception of size-related formant shifts in red deer, *Cervus elaphus*. *Anim. Behav.*, 74(4), pp.707–714.
- Illmann, G. et al., 2001. Acoustical mother-offspring recognition in pigs (*Sus scrofa domestica*). *Behaviour*, 139, pp.487–505.
- Jennings, D.J. et al., 2003. Is the parallel walk between competing male fallow deer, *Dama dama*, a lateral display of individual quality? *Anim. Behav.*, 65(5), pp.1005–1012.
- Jennings, D.J. et al., 2012. Vocal rate as an assessment process during fallow deer contests. *Behav. Processes*, 91(2), pp.152–158.
- Jensen, P., 2002. *The Ethology of Domestic Animals*, Linköping: CABI Publishing.
- de Jonge, F. et al., 1994. Proceptive and receptive behaviour aspects of oestrus in gilts. *Behav. Processes*, 31, pp.157–166.
- Kiley, M., 1972. The vocalizations of ungulates, their causation and function. *Z. Tierpsychol.*, 222(2), pp.171–222.
- Kongsted, A.G. & Hermansen, J.E., 2008. The mating behavior and reproduction performance in a multi-sire mating system for pigs. *Theriogenology*, 69(9), pp.1139–1147.
- Manteuffel, G., Puppe, B. & Schön, P.C., 2004. Vocalization of farm animals as a measure of welfare. *Appl. Anim. Behav. Sci.*, 88(1-2), pp.163–182.
- McComb, K. et al., 2003. Long-distance communication of acoustic cues to social identity in African elephants. *Anim. Behav.*, 65, pp.317–329.
- McComb, K., 1987. Roaring by red deer stags advances the date of oestrus in hinds. *Nature*, 330(17), pp.648–649.
- McComb, K.E., 1991. Female choice for high roaring rates in red deer, *Cervus elaphus*. *Anim. Behav.*, 41(1), pp.79–88.
- Meynhardt, H., 1983. *Mezi divočáky*, Praha: Panorama.
- Novoa, C., 1970. Reproduction in camelidae. *J. Reprod. Fertil.*, 22(1), pp.3–20.
- Price, E.O., 1999. Behavioral development in animals undergoing domestication. *Appl. Anim. Behav. Sci.*, 65(3), pp.245–271.
- Puppe, B. et al., 2005. Castration-induced vocalisation in domestic piglets, *Sus*

- scrofa*: Complex and specific alterations of the vocal quality. *Appl. Anim. Behav. Sci.*, 95(1-2), pp.67–78.
- Reby, D. et al., 2010. Oestrous red deer hinds prefer male roars with higher fundamental frequencies. *Proc. Biol. Sci.*, 277(1695), pp.2747–53.
- Reby, D. et al., 2005. Red deer stags use formants as assessment cues during intrasexual agonistic interactions. *Proc. Biol. Sci.*, 272(1566), pp.941–947.
- Reby, D. & McComb, K., 2003. Anatomical constraints generate honesty: acoustic cues to age and weight in the roars of red deer stags. *Anim. Behav.*, 65(3), pp.519–530.
- Reby, D. & McComb, K., 2003. Vocal communication and reproduction in deer. *Adv. Study Behav.*, 33, pp.231–264.
- Robert, S., Dancosse, J. & Dallaire, A., 1987. Some observations on the role of environment and genetics in behaviour of wild and domestic forms of *Sus scrofa* (European wild boars and domestic pigs). *Appl. Anim. Behav. Sci.*, 17, pp.253–262.
- Scandura, M., Iacolina, L. & Apollonio, M., 2011. Genetic diversity in the European wild boar *Sus scrofa*: phylogeography, population structure and wild x domestic hybridization. *Mamm. Rev.*, 41(2), pp.125–137.
- Signoret, J.-P., Mesnil du Buisson, F. & Busnel, R.-G., 1960. Rôle d'un signal acoustique de verrat dans le comportement réactionnel de la truie en oestrus. *Comptes rendus Hebd. des séances l ' Académie des Sci.*, 275(1), pp.1355–1357.
- Tallet, C. et al., 2013. Encoding of situations in the vocal repertoire of piglets (*Sus scrofa*): a comparison of discrete and graded classifications. *PLoS One*, 8(8), pp.1–13.
- Taylor, A.M. & Reby, D., 2010. The contribution of source-filter theory to mammal vocal communication research. *J. Zool.*, 280(3), pp.221–236.
- Vaughan, J.L. & Tibary, A., 2006. Reproduction in female South American camelids: A review and clinical observations. *Small Rumin. Res.*, 61(2-3 SPEC. ISS.), pp.259–281.
- Wagner, W.E.J., 1998. Measuring female mating preferences. *Anim. Behav.*,

55(4), pp.1029–1042.

- Walther, F.R., 1974. Some reflections on expressive behaviour in combats and courtship of certain horned ungulates. In V. Geist & F. Walther, eds. *The Behaviour of Ungulates and its relation to management*. pp. 56–106.
- Wyman, M.T. et al., 2012. Acoustic cues to size and quality in the vocalizations of male North American bison, *Bison bison*. *Anim. Behav.*, 84(6), pp.1381–1391.
- Wyman, M.T. et al., 2008. Amplitude of bison bellows reflects male quality, physical condition and motivation. *Anim. Behav.*, 76(5), pp.1625–1639.
- Yin, S., 2002. A new perspective on barking in dogs (*Canis familiaris*). *J. Comp. Psychol.*, 116(2), pp.189–193.
- Zeder, M.A. et al., 2006. *Documenting domestication*, Berkeley, Los Angeles, London: University of California Press.